寄生蜂之寄生策略與防治效果之關係

錢景秦
台灣省農業試驗所應用動物系

摘要

寄生蜂與寄主在長期共同演化過程中，寄生蜂為順利寄生於寄主並繁衍子代，在生活習性上已發展出許多寄生與繁殖策略。這些策略除可供害蟲生物防治上選取有效寄生蜂之標準及寄生蜂大量繁殖與儲存技術之建立、闡釋寄生蜂與寄主間之族群動態外，尚可提供害蟲防治決策之訂定。因而為使寄生蜂發揮其防治害蟲之潛能，寄生蜂之寄生行為甚受重視。本文除簡介寄生蜂與寄主間之共同演化趨勢外，尚就寄生蜂之寄生與繁殖策略，探討彼等策略與生物防治效果之關係。

當寄生蜂與寄主共同演化時，寄主為了對抗寄生蜂之寄生，遂發展出逃避被寄生蜂發現、生理免疫反應、及藉共生螞蟻保護等之策略。而寄生蜂為了成功的繁衍其後代，亦發展出對抗寄主之策略，例如：以型態特化或味道擬態以接近寄主；或具抗寄主發育與免疫反應之策略，其中包括對寄主齡期產生偏好性、調節寄主發育期、抗寄主包囊反應、調節自身發育以配合寄主發育期、及調節產卵量等之策略。在寄生策略方面，除發展對抗寄主防禦反應之策略外，尚包括尋找寄主策略與產卵策略。前者例如：搜尋寄主方式、功能反應、及對寄主斑狀群之時間分配等策略；後者則包括如：小卵多產型、高雌性比、單產雄性孤雌生殖、原定式產卵或應變式產卵、非共育寄生性或共育寄生性、種內或種間競爭、及重複寄生等策略。而在繁殖策略方面，則發展有交尾、取食、卵吸收、產卵調節、及分散等策略。

關鍵詞：寄生策略、繁殖策略、寄生蜂、生物防治

一、前言

目前世界各地害蟲生物防治的應用方興未艾，其中又以寄生蜂之利用大受重視。但孫子兵法中謂「知己知彼，百戰百勝」，因而為使寄生蜂發揮其防治害蟲之潛能，必先對寄生蜂之繁殖力與抑制寄主能力等之生物學詳加研究。在生物演化過程中，生物為達適者生存之條件，常發展出其特有之行為策略以適應環境，而此種現象在寄生蜂與寄主間亦普遍存在。為瞭解寄生蜂之寄生行為，亦必需自其生態學、行為學、生理學、及生物學等各方面進行探討。為增進衆人對寄生蜂寄生行為及其對害蟲防治潛能之瞭解，本文除簡介寄生蜂與寄主間之共同演化趨勢、寄生蜂在寄生與繁殖上之一些基本策略、及害蟲生物防治之關鍵因子外，尚

以柑桔木蝨 (*Diaphorina citri* Kuwayama) 與非洲菊斑潛蠅 (*Liriomyza trifolii* (Burgess)) 為例，介紹彼等寄生蜂之寄生策略，並闡釋其與生物防治效果之關係。

二、寄生蜂與寄主間之共同演化

(一) 寄生蜂之演化趨勢

佐藤 (1988) 認為寄生蜂與寄主在演化過程中，為滿足適應寄主與寄生蜂之生態與生理；或起因於寄主之防禦與寄生蜂之抗防禦反應；或基源於寄生蜂幼蟲競爭與協調之差異性；遂分別導致寄生蜂往外寄生 (ectoparasitism) 與內寄生 (endoparasitism) ；雜食性 (polyphagous) 與單食性 (monophagous) ；及多元寄生 (gregarious parasitism) 與單元寄生 (solitary parasitism) 等不同方向演化。其中寄生蜂營外寄生生活方式之特性為 ① 注入蜂毒 (venom) 永久麻痺寄主並抑制寄主蛻皮，② 寄主棲所具隱匿性或封閉性，③ 寄生老齡寄主，④ 蜂卵大型，⑤ 不易發生過寄生 (superparasitism)。而營內寄生生活方式之特性為 ① 雖不麻痺寄主但其蜂毒卻可控制寄主之發育，② 寄主棲所開放性，③ 寄生幼齡寄主，④ 蜂卵小型，⑤ 易發生過寄生。又當寄主與寄生蜂間之防禦與抗防禦反應關係愈密切、愈具專一性時，寄生蜂之食性屬單食性。至於寄生蜂行多元寄生之特性為 ① 可視卵數調節寄主之體重，② 各幼蟲發育一致合力抵抗寄主血球之包囊(encapsulation)反應並共同鑽出寄主體外營繭化蛹。而行單元寄生者之特性為 ① 後代競爭性強，② 對已被寄生之寄主具辨識能力(host discrimination)。

(二) 寄主與寄生蜂間之演化策略

寄生蜂與寄主在共同演化時為求生存，彼此在尋找、或逃避、或選擇、或控制對方方面均發展出不同策略以因應之。當寄生蜂與寄主關係密切時，寄生蜂之演化趨勢係朝更易操控寄主之方向進行，而寄主為抵抗寄生蜂之寄生，則發展出防禦作用。茲略述如下：

1. 寄主對抗寄生蜂之策略

生物遭受外物侵襲時，必有其相應之防禦反應，而此反應在寄主與寄生蜂間亦然。佐藤 (1988) 認為寄主對寄生蜂防禦能力之演化趨勢與寄主棲所之穩定性有關。當寄主能藉不穩定棲所逃避寄生蜂之寄生而維持族群時，其對寄生蜂可不需發展特殊之防禦作用；而當寄主棲所穩定時，寄主為達族群之延續，其必需發展對寄生蜂之防禦策略。茲簡介寄主對抗寄生蜂之三種策略。

(1) 逃避被寄生蜂發現之策略：由於寄生蜂可藉嗅覺、視覺或觸覺等方式尋找與發現寄主 (詳見 三之(1))，此時寄主為減少其被發現率，於是常藉棲息環境之複雜性或隱蔽性以逃避之。如北方紋白蝶 (*Pieris napi japonica* Shirozu)，當生活在其它雜草覆蓋之寄主植物上時，不易被紋白蝶小繭蜂 (*Apanteles glomeratas* (Linnaeus)) 發現 (佐藤, 1988)。而箭頭介殼蟲 (*Unaspis yanonensis* Kuwana) 與柑橘粉介殼蟲 (*Planococcus citri*

Risso) 若著生於柑橘果蒂處，亦可顯著減少被箭頭介黃蚜小蜂 (*Aphytis yanonensis* DeBach and Rosen) 與跳小蜂 *Anagyrus pseudococci* Girault 之寄生率。前者在果蒂、葉及果實上之被寄生率各為 3.3-7.6、24.6 及 28.2% (佐藤, 1988)，後者在果蒂與無果蒂上之被寄生率為 5 與 45% (Berlinger and Gol'berg, 1978)。另一些鱗翅目昆蟲如舞蛾 (*Lymantria dispar* Linnaeus)，雌蟲產卵時將鱗片附在卵上，因而跳小蜂 *Ooencyrtus kuwanae* (Howard) 僅能產卵於寄主卵塊表層之卵 (Hitchcock, 1959)。

(2) 生理免疫反應之策略：對行內寄生生活方式之寄生蜂而言，寄主生理之免疫反應係其寄生過程中之重要關卡。一般寄主利用血球吞噬細胞以包囊方式將寄生蜂卵包埋致死。如黑條紋白蝶 (*Pieris melete* Menetries) 對紋白蝶小繭蜂卵之包囊反應(佐藤, 1988)。另Muldrew (1953)進行葉蜂 *Pristiphora erichsonii* (Hartig)被外來種姬蜂*Mesoleius tenthredinis* Morley之寄生率調查時，發現僅經30年，地區性葉蜂即發展出對抗寄生蜂卵之免疫能力。

(3) 藉共生螞蟻保護之策略：與螞蟻行共生之昆蟲除蚜蟲外，尚有小灰蝶。當小灰蝶 *Glaucopsyche lygdamus* Doubleday 幼蟲受兩種山蟻 *Formica altipetens* Wheeler 與 *F. fusca* Linnaeus 保護時，其蛹被兩種姬蜂 *Anisobas bicolor* Cushman 與 *Agrypon alpinum* Davies 之寄生率，可由無蟻共生時之 25% 減至有蟻共生時之 5% (Pierce and Mead, 1981)。另與梨圓蚜 (*Sappaphis piri* Matsumura) 行共生之大頭紅蟻 (*Pheidole fervida* Fr. Smith) 亦會對蚜繭蜂 *Paralipsis eikoae* (Yasumatsu) 行激烈之攻擊 (Takada and Hashimoto, 1985)。

2. 寄生蜂對抗寄主之策略

(1) 以型態特化或味道擬態以接近寄主之策略：當寄主有育幼行為或受共生者保護，寄生蜂不易接近寄主時，一些專一性強之寄生蜂即以具伸縮性之腹部或以味道擬態之方法，達其接近寄主寄生之目的。如蚜繭蜂 *Protaphidius nawaii* (Ashmead) 及黑卵蜂 *Phanuropsis semiflaviventris* Girault 利用其可伸縮之腹節分別寄生隱匿在隧道中之兩種蚜蟲 (*Stomaphis japonica* Takahashi 與 *S. yanonis* Takahashi) (Takada, 1983)及受一種椿象 *Antiteuchus tripterus limbativentris* Ruckes 成蟲護幼中之卵塊 (Eberhard, 1975)。另一種蚜繭蜂 *P. eikoae* 則藉用足摩擦褐毛蟻 (*Lasius niger* (Linnaeus))腹部之機會，將工蟻之味道塗在自己體上，先被該群褐毛蟻接受，進而以其牧養之蚜蟲為寄主 (Takada and Hashimoto, 1985)。

(2) 抗寄主發育與免疫反應之策略：寄生蜂寄生寄主時，常因其對寄主發育與免疫反應控制能力之有無而採行不同之適應策略。

①寄主齡期偏好性之寄生蜂：當寄生蜂無法控制寄主或不控制寄主之發育期時，一些寄生蜂必需嚴格選擇適當寄主齡期產卵，以免無法利用寄主或遭受寄主之防禦反應。如鳳蝶赤眼卵蜂(*Trichogramma papilionis* Nagarkatti)、松毛蟲赤眼卵蜂(*T. dendrolimi* Matsumura) 及澳洲赤眼卵蜂(*T. australicum* Girault)對柑橘鳳蝶(*Papilio xuthus* Linnaeus)卵之選擇。當寄主卵齡超過12小時後，此些赤眼卵蜂即因無控制寄主

發育之能力，而無法利用已進行胚胎發育之寄主(佐藤, 1988)。又紋白蝶小繭蜂偏好在第一、二齡寄主上產卵，否則易被寄主吞噬細胞包囊(佐藤, 1988)。

②調節寄主發育期或抗包囊反應之寄生蜂：寄生蜂為順利寄生寄主，常可藉副腺(accessory gland)之分泌物、卵萼(calyx)液及卵巢(ovary)細胞核內之病毒等抑制寄主之成長與免疫反應。如紋白蝶小繭蜂當產卵時，由於副腺所分泌之液體與卵膜表面的黏多醣 (mucopolysaccharide) 層結合，而產生卵之抗包囊效果 (Kitano, 1986)。小繭蜂 *Cardiochiles nigriceps* Viereck 之卵萼液與副腺分泌液能抑制寄主菸草夜蛾 *Heliothis virescens* (Fabricius) 幼蟲之攝食量，控制其體重之增加 (Guillot and Vinson, 1973)，而其副腺分泌液可抑制寄主之免疫反應 (Guillot and Vinson, 1972)。姬蜂 *Campoletis sonorensis* (Cameron)之貯卵腔(egg reservoir)液體可抑制菸草夜蛾之成長(Vinson, 1972)，其卵傘部細胞核內之病毒可抑制寄主體重之增加(Vinson *et al.*, 1979)與免疫反應 (Edson *et al.*, 1981)。小繭蜂 *Apanteles congregatus* (Say)可控制菸草天蛾(*Manduca sexta* (Linnaeus))幼蟲之齡期數(Beckage and Riddiford, 1978)等。

③調節本身發育以配合寄主之發育期：一些寄生蜂雖無控制寄主發育之能力，但卻可藉調節自身之發育速率以配合寄主之發育。如行幼蟲至蛹寄生之鳳蝶姬蜂(*Trogus mactator* (Tosquinet))，在寄主柑橘鳳蝶化蛹前均可維持其在第一齡幼蟲狀態，待寄主化蛹後才蛻皮進入第二齡並快速發育。因而該蜂可在寄主任一齡幼蟲上產卵，藉以提高其搜尋寄主之發現率(Omata, 1984)。

④調節產卵量之寄生蜂：一些行多元寄生之寄生蜂可藉在寄主體內一次產下較多之卵數，以抗寄主之免疫反應，如紋白蝶小繭蜂(Kitano and Nakatsuji, 1978)。

三、寄生蜂之寄生與繁殖策略

佐藤(1988)在"寄生バチの世界"及 Gauld and Bolton (1988) 在 "The Hymenoptera" 一書中均曾指出寄生蜂與寄主長期共同演化過程中，兩者除已發展出如上述之一些防禦與抗防禦之策略外，寄生蜂為順利寄生寄主並繁衍子代，在生活習性上尚發展出許多跟寄生與繁殖有關之策略。而此些策略除可供害蟲生物防治上選取有效天敵之標準外，尚可闡釋寄生蜂與寄主間之族群動態，因而此類之寄生蜂行為學觀察甚受重視。茲擇要摘述如下：

(一) 寄生策略

1. 尋找寄主之策略

Doutt (1959)曾依寄生蜂尋找寄主之過程，分為尋找寄主棲所(host habitat location)、定位寄主(host location)、選擇寄主(host acceptance)及寄主之適合性(host suitability)等四個階段。另寄生蜂搜尋寄主時，其對寄主密度之功能反應(functional response) (Hassell, 1978)及花費在寄主斑狀群之時間

分配(patch time allocation) (Jervis and Kidd, 1996)亦可做為評估寄生蜂有效性指標之一。茲分述如下：

(1) 尋找寄主之過程：尋找寄主棲所時主要受寄主植物化學物質之誘引(Vinson, 1984)，其次溫度、濕度、光照強度、植物高度等亦影響寄生蜂對寄主棲所之選擇 (Laing, 1937)。定位寄主時則靠嗅覺、視覺或觸覺與寄主接近而找到寄主，此時具寄主食痕之植物組織、寄主之氣味、寄主之糞便、絲、鱗片等，均為寄生蜂近距離搜尋寄主之開洛蒙(kairomone) 信號 (Vinson, 1984)。另外物理性狀中之形狀 (如球形或捲葉)(趙, 1982)、代謝熱 (Richerdson and Borden, 1972；趙, 1982)、聲音(Soper *et al.*, 1976)、震動 (Gauld and Bolton, 1988)，及共生微生物之存在 (Madden, 1968; Spradbery, 1970) 等則為某些寄生蜂尋找寄主之線索。選擇寄主時之條件可能為寄主之氣味、寄主之大小、表面構造及活動等(Vinson, 1976; Gauld and Bolton, 1988)。寄主之適合性，此為限制寄生蜂祇適應寄生某些寄主之關卡。當寄主對寄生蜂存有物理 (體型大小、體壁厚薄)、營養、或生物 (寄主死亡、寄主運動、遭寄主吞噬細胞包囊、寄主對寄生蜂產生免疫) 等之不適合性時，寄生蜂即不能達成寄生行為 (趙, 1982)。又雜食性之寄生蜂，如赤眼卵蜂 (*Trichogramma* spp.)雖對森林、旱田、及水田等比較大棲所環境具有選擇性，但對寄主植物或寄主之選擇性卻不高，因而就其定位寄主策略而言，類似捕食性天敵。而單食性之寄生蜂，由於對寄主之專一性高，其在尋找寄主過程如發現棲所環境、寄主植物及寄主各階段上必發展較高之選擇性 (佐藤, 1988) 。另某些卵寄生蜂之雌蜂甚至以藉寄主攜帶 (phoresy) 之方式，而到達寄主卵上。如黑卵蜂 *Mantibaria manticida* Kieffer 之雌蜂先以大顎咬住寄主薄翅螳螂 (*Mantis religiosa* Linnaeus) 之翅基，然後當寄主產卵時即移至其卵囊上產卵寄生 (Clausen, 1976)。而一種赤眼卵蜂 *Xenufens* 則附著於一種蛺蝶 *Caligo eurilochus (Cramer)* 之後翅內緣，當此蛺蝶將翅豎直產卵時，其後翅內緣剛好接觸至腹節末端，此時被攜帶而來之寄生蜂可輕易移至寄主卵上產卵 (Malo, 1961)。

(2) 功能反應：高度搜尋寄主之效率為有效天敵應具備之條件之一，然易受氣候變化、食餌密度、食餌分布、捕食者密度、代用食餌及其它捕食者競爭等之影響 (Hassell, 1978)，另外食餌大小 (Thompson, 1975; Fernando and Hassell, 1980)、溫度 (Everson, 1980) 及寄主植物 (Carter *et al.*, 1984; Gardner and Dixon, 1985) 等亦為影響因子。其中食餌密度對天敵搜尋力之影響程度可由 Holling (1959b) 之天敵功能反應中測定。Holling (1959a,b) 又曾謂，當天敵之攻擊率強，且害蟲在某些臨界密度下、天敵之攻擊率與該害蟲密度間呈第三型功能反應時，該天敵才能抑制對象害蟲於低密度之下，並維持二者間之長期穩定平衡。

(3) 對寄主斑狀群之時間分配：寄生蜂覓食(搜尋寄主)行為(foraging behavior)中對寄主斑狀群之時間分配受 ① 寄生蜂先前之經驗，② 寄生蜂之貯卵量 (egg load)，③ 寄主斑狀群內開洛蒙之濃度，④與未被寄生寄主之相遇機率，⑤ 與被寄生寄主之相遇機率，⑥ 相遇之時間安排，

⑦ 與其它寄生蜂之接觸，⑧ 與其它寄生蜂產卵標記之接觸，⑨ 過寄生率等之影響。因而寄生蜂對寄主斑狀群之時間分配就如同寄生蜂對已被寄生寄主辨識之能力一樣，當其發現一處寄主斑狀群已被自己或它蜂利用後，即飛離此處另覓其它適宜之寄主斑狀群產卵寄生(Jervis and Kidd, 1996)。

2. 產卵策略

寄生蜂產卵常因寄生蜂到達寄主過程之難易、寄生蜂幼期死亡率之高低、寄主體型之大小、順利制服寄主與利用寄主情形，及環境等因素之影響而採行不同之策略。玆分述如下：

(1) 小卵多產型之寄生蜂：當寄生蜂到達寄主過程困難者，為增加其寄生成功之機會，往往採用小卵多產之策略。如一種重複寄生蜂 *Poecilogonalos thwaitesii* Westwood 必須先被寄主食入後才有可能寄生於寄生蜂，因而為達子代之繁衍，該蜂乃採行小卵多量之產卵策略，其卵之大小為 0.12×0.07 mm，日產卵量為 4,376 粒卵 (佐藤, 1988)。又一些寄生於老齡寄主之姬蜂，其產卵量低 (Price, 1975)，而一般產卵量多之姬蜂種類，多屬其幼期死亡率較高者 (佐藤, 1988) 。

(2) 高雌性比之寄生蜂：Charnov (1982) 認為在一定寄主資源下，寄生蜂雌蜂產下雌性卵對該族群在環境之適應能力遠較產下雄性卵為大。因而寄生蜂為擴大其適應能力，在其長期演化中乃發展已交尾之雌蜂可藉控制受精囊 (spermatheca) 內精子之釋放 (Flanders, 1956) 、 或改變卵通過輸卵管之速度 (Kainoh, 1988) 、或改變卵通過輸卵管時之角度 (King, 1961) 等方式，以決定其子代之性比 。如瘤姬蜂 (pimpline) 之雌蜂可由寄主體型之大小，決定產下雌性或雄性之卵 (Arthur and Wylie, 1959; Kishi, 1970)。而一些具攻擊行為之卵寄生蜂，當寄生寄主卵塊時；或一種行多元外寄生之幼蟲寄生蜂，為得到母蜂最高之適應值 (inclusive fitness)，在其一連串之產卵活動中，甚至安排產下雌雄性卵之順序，以維持子代最佳之性比。如黑卵蜂 *Asolcus mitsukurii* (Ashmead) 在寄生綠椿象 (*Nezara viridula* Linnaeus)時，係採行雄性優先策略 (males first strategy)。第一次產卵時先產雄性卵，以確保其最低限度之雄性後代，接著產該雄性後代能夠交尾之多數雌性後代，最後再產一粒雄性卵 (Hokyo *et.al.*, 1966)。而螟蟲赤眼卵蜂 (*Trichogramma chilonis* Ishii)，係採行雄性次優策略 (males secondary strategy)，即大多數先產雌性卵，第二次才產雄性卵 (Suzuki *et al.*, 1984)。

(3) 單產雄性孤雌生殖 (arrhenotoky) 之寄生蜂：寄生蜂之孤雌生殖 (parthenogenesis) 可分單產雄性孤雌生殖、單產雌性孤雌生殖 (thelytoky) 及產雌雄性孤雌生殖 (deuterotoky) 三型。其中僅單產雄性孤雌生殖者，可依寄主之適宜性、或光照、或溫度等，自行調節族群適當之性比；雄蜂行多次交尾，雌蜂一般交尾 1 次、交尾後精子可長期在受精囊內存活，當排卵時精子流出，使卵受精，且維持較高之雌性比 (趙, 1982)。

(4) 原定式產卵 (pro-ovigenic) 與應變式產卵 (syn-ovigenic) 之寄生蜂：寄生蜂卵之形成方式 (egg production)，Flanders (1942) 與 Price (1974)

曾分別提出營養性胚胎膜 (hydropic) 與非營養性胚胎膜 (anhydropic) 兩型及原定式產卵與應變式產卵兩型。同時 Price (1974) 認為寄生蜂形成卵之策略與寄主之生態有密切關係，當寄主為如鱗翅目幼齡幼蟲等具有高度群集性時，寄生蜂所採用之策略屬原定式產卵亦即營養性胚胎膜型；當寄生於如鱗翅目之蛹等發生量較少且較分散之寄主時，則採取應變式產卵策略亦即非營養性胚胎膜型。至於此兩種卵形成方式之特性，Price (1974) 認為採取原定式產卵策略之寄生蜂，在羽化時卵巢內之成熟卵已全部或幾近全部形成，並貯存於變形之輸卵管內；然卵小型，幾無卵黃，胚胎膜具滲透性，當行內寄生或多胚生殖時，可經此膜自寄主體液獲得養分供胚胎發育；輸卵管膨大而成貯卵腔；雌蜂壽命短，產卵期短，產卵速度快，日產卵數變化較大，無取食寄主 (host-feeding) 之習性；排卵 (ovulation) 為自發性；將卵貯存於貯卵腔內而調節產卵；如 *Bathyplectes anurus* (Thomson)、*B. curculionis* (Thomsom)、*B. stenostigma* (Thomson) 等姬蜂之產卵策略屬於此一型式 (Flanders, 1950)。至於採取應變式產卵策略者，雌蜂羽化後卵巢內持續形成成熟卵；卵大型，充滿卵黃，胚胎膜為不具滲透性之非營養膜；輸卵管短而正常；為內或外寄生者；雌蜂壽命長，日產卵數依微卵管數而大致固定，產卵期長，產卵速度較慢，雌蜂藉取食寄主之方式獲得營養並供成熟卵之持續形成；排卵受外界因子影響而非自發性；以卵吸收 (oosorption) 方式調節產卵時機；如兩種釉小蜂 (*Chrysocharis pentheus* (Walker)) (Sugimoto *et al.*, 1983) 與 *Tetrastichus incertus* (Ratzeburg) (Streams and Fuester, 1967; Horn, 1969)、或蠅蛆黃金小蜂 (*Nasonia vitripennis* (Walker)) (King and Richards, 1968) 之產卵策略屬於此一型式。

(5) 非共育寄生性 (idiobiont) 與共育寄生性 (koinobiont) 之寄生蜂：寄生蜂為順利制服寄主而寄生及利用寄主之情形，可依其麻痺寄主之程度分非共育寄生性與共育性寄生性二種策略 (Askew and Shaw,1986)。非共育寄生性策略者，雌蜂先藉產卵管注入蜂毒致死寄主(外寄生者)，或使寄主終生麻痺停止發育不再活動(內寄生者)，繼之產卵者。寄主多屬隱匿型，少部分屬暴露型。其中外寄生者，產卵管特化，以便產卵；內寄生者，則需破壞寄主重要器官如腦、胚胎，或抑制寄主黑化(melanization)及產生抗生作用(抑制細菌、真菌)等。行共育寄生性策略者，雌蜂先藉產卵管注入蜂毒，暫時麻痺寄主以利產卵與卵之固著(多屬外寄生者)，或完全不經麻痺寄主、直接產卵者(多屬內寄生者)，由於寄主在被寄生後，仍可繼續發育一段時日，因此雌蜂具有抑制或避免寄主之免疫反應，或延緩寄主發育之能力，或具操縱寄主幼蟲之行為模式等(佐藤, 1988; Jacques and McNeil, 1992)。但亦有些寄生蜂如鳳蝶姬蜂寄生柑橘鳳蝶幼蟲時，雖不能主動調節寄主之生長速率，但該蜂卻可藉調節自身之發育速率以配合寄主之發育(Omata, 1984)。

3. 種內 (intra-specific) 或種間 (inter-specific) 競爭策略

當一寄主同時受到同種或不同種寄生蜂寄生時，就會因過寄生或共寄生 (multiparasitism) 現象之發生，導致激烈之種內或種間競爭。而寄生蜂為迴避或處理其種內或種間之競爭，即分別演化出不同之策略以適應之。

(1) 能辨識寄主已被寄生之寄生蜂：寄生蜂在產卵前大多可藉氣味之標記、刮痕或產卵管察覺寄主內部之變化等，識別寄主已被寄生或寄主斑狀群已被利用，以避免過寄生 (Salt, 1961；趙, 1982；Gauld and Bolton, 1988)。因而辨識已被寄生寄主之能力即成為寄生蜂之一種適應力，而過寄生現象則被視為無能或失誤。但目前寄生蜂之過寄生現象已被證實亦為一種適應，且對族群之穩定具重要性 (Jacques *et al.*, 1990)。如當寄生蜂與寄主之相對密度高時，寄生蜂之過寄生率即增加 (Rogers, 1975)，而一些多元寄生蜂可依寄主之大小、素質調節其產卵量 (Klomp and Teerink, 1962; Waage, 1986)，並在已被寄生寄主上減少產卵量 (Wylie, 1965; Holmes, 1972; Werren, 1980; Ikawa and Suzuki, 1982; van Dijken and Waage, 1987)，甚或產雄以增加其競爭力 (Holmes, 1972)。另外寄生蜂對寄主之辨識能力或與寄生蜂之產卵經驗有關，如癭蜂 *Pseudeucoila bochei* Weld 羽化後未遇到未被寄生寄主前，完全不具識別已被寄生寄主之能力，但經遇到未被寄生寄主而產卵後，即獲得此識別已被寄生寄主之能力 (van Lenteren, 1976)。

(2) 具攻擊或防禦反應之寄生蜂：一些行單元內寄生之寄生蜂，雖然具迴避在已被寄生寄主上產卵之能力，但有時在寄主體內仍會同時存有其它同種或不同種之蜂卵或第一齡幼蟲，此時彼等即藉物理 (大顎) 或化學 (生理抑制) 上之機制進行種內或種間競爭，以維持寄生蜂幼蟲之正常發育 (趙, 1982; Gauld and Bolton, 1988)。另有些寄生蜂，如行多元外寄生之小繭蜂 *Bracon hebetor* Say，為提高對寄主之利用率，甚至發展出對已被寄生寄主之二種不同產卵行為模式。一為利用產卵管先將他蜂所產的卵儘量全部刺死，再產下自己較多量之卵粒。另一模式雖不刺殺他蜂所產的卵，但自己僅產下少數之卵粒，以免子代遭受激烈之種內競爭 (Strand and Godfray, 1989)。而行內寄生性之恩蚜小蜂 *Encarsia formosa* Gahan 之雌蜂遇到已被寄生寄主時，亦有上述之殺卵行為(ovicidal behavior) (Arakawa, 1987)。一種行外寄生之蟻形蜂(Bethylidae)，其雌蜂不僅對他蜂之卵有殺卵行為，且尚有護幼行為(Goertzen and Doutt, 1975; Griffiths and Godfray, 1988)。

(3) 棲所偏好性或對寄主密度反應之寄生蜂：一些雜食性之卵寄生蜂，以棲所偏好性及寄主在時間與空間上之分布等，而避免種間之激烈競爭 (Hirose, 1986; Hirose *et al.*, 1988)。如螟蟲赤眼卵蜂祗能生活於稻田，因而以二化螟(*Chiol suppressalis* (Walkeer))、稻螟蛉(*Naranga aenescens* Moore)等危害水稻之鱗翅目為其主要寄主；松毛蟲赤眼卵蜂之主要活動場所為森林，因此以松毛蟲(*Dendrolimus punctatus* Walker)等危害樹木之鱗翅目為其寄主；而位在森林與稻田之間之旱田與草原地帶，則為澳洲赤眼卵蜂與夜盜赤眼卵蜂 (*T. evanescens* Westwood) 之棲息地，因此

兩蜂以夜盜蟲等為其主要寄主。另外寄生蜂在植株上之分布亦受其趨化性、或趨光性、或趨地性等趨性之影響，如松毛蟲赤眼卵蜂偏好在松樹上層活動，而松毛蟲黑卵蜂 (*Telenomus dendrolimi* (Matsumura)) 則偏好在松樹下層活動。

4. 重複寄生策略

重複寄生現象對寄生蜂利用之影響，各學者看法不一。在古典生物防治中常因重複寄生蜂之存在，嚴重影響引進種寄生蜂之立足或寄生蜂對害蟲之抑制力，故一般學者認為應對其採取嚴密之檢疫隔絕政策。Doutt and DeBach (1964) 則認為重複寄生蜂之存在，雖會導致害蟲較高密度之發生，但不可否認地，在維持自然界昆蟲種與種間之平衡上，重複寄生蜂確實扮演重要角色。另在當兼性重複寄生蜂 (facultative hyperparasitoid) 不能區分寄主是否已被寄生，此時基於認同多種寄生蜂引進之原則，可允許引進此類寄生蜂，但若其對寄主之偏好行為類似重複寄生蜂時，則不應引進。

(二) 繁殖策略

1. 交尾策略

Havron *et al.* (1987)曾云單產雄性孤雌生殖之昆蟲與蟎類在自然選汰壓力下，若其雄蟲具有害之隱性基因，將易被快速地自族群中滅絕。因此 Gauld and Barry (1988)認為彼等會允許高度的同胞 (siblings) 間交尾。如行多元寄生之赤眼卵蜂在其每一批(brood)中僅產少數雄性卵；且雄蜂較雌蜂先羽化，並在雌蜂未分散前即完成交尾等行為。又如寄生於鳳蝶卵之松毛蟲赤眼卵蜂，其雄蜂羽化後仍留在寄主卵內不離開或最後一個離開，藉以維持高度之交尾率(佐藤, 1988)。Hamilton (1967) 亦指出在前述現象中，雌蜂常藉產下高雌性比之子代，以減少子代雄性彼此間之交尾競爭(local mate competition)。

2. 取食策略

寄生蜂成蜂之食物可分非寄主食物(non-host food)與寄主食物(host food)兩大類。前者多屬醣類食物，如碳水化合物、蜜露、花粉、花蜜及植物分泌物等，為寄生蜂活動、維生所必需之養分，雌、雄蜂均取食(Leius, 1961a,b；Wylie, 1962；Clark, 1963)。一般雌蜂在飢餓或僅供水時壽命甚短，經供食非寄主食物後可顯著延長壽命；而後者則主要係寄主體液，此種含氮食物有助於其卵巢內卵之發育成熟，僅為雌蜂取食。據 Jervis and Kidd (1986)報導具取食寄主體液行為之寄生蜂，其卵形成方式雖有自生(autogenous)與非自生(anautogenous)兩型，但此兩型卵形成時之營養來源均與取食寄主體液有密切關係。如卵形成屬非自生型之雌蜂，所有卵之產下全賴所取食之寄主體液，且產卵數依所取食之寄主種類而不同(Leius, 1961b, 1962)，唯一種姬蜂 *Exeristes comstockii* (Cresson)以完全人工飼料 (complete artificial diet) 供食時之產卵數與以寄主體液與蔗糖為食物時大致相同 (Bracken, 1965, 1966)。卵形成屬自生型之雌蜂，經飢餓、或僅以如蜂蜜、蔗糖、花粉、蛋白質抽出物、蜜露及水等之非寄主食物供食時，雖可產下少數成熟卵，但經取食寄主體

液、或添加適當營養物時可大幅增加其產卵能力(Lloyd, 1940；Edwards, 1954；Leius, 1961a；Lum, 1977；Sandlan, 1979)。Jervis and Kidd (1986) 認為上述之非寄主食物雖未直接被利用於卵形成上，但由於可減少卵形成用貯備脂肪體(fat body reserves)在轉化為維生用能源之利用率，因而非寄主食物之供應對寄生蜂之生殖亦相當重要。Bracken (1965,1966) 亦認為氨基酸、無機鹽及維他命 B 等為寄生蜂卵形成時之主要營養成分，且維他命之缺少可降低孵化率。

Jervis and Kidd (1986)謂寄生蜂取食寄主之行為在膜翅目中十分普遍，已記錄者達17科、140種。取食寄主之機制，可利用產卵孔、或先藉產卵管之穿刺再利用口器擴大傷口、或用口器咬破寄主體壁取食之。另在取食隱匿性寄主時，甚至有取食管之形成。取食之內容物包括寄主體液、或寄主組織、或寄主腸之內容物。取食量或少、或取食寄主整個內容物。取食寄主之行為模式，可分產卵取食併行但不殘害寄主(concurrent non-destructive)、產卵取食併行但殘害寄主(concurrent destructive)、產卵取食不併行但不殘害寄主(non-concurrent non-destructive)及產卵取食不併行但殘害寄主(non-concurrent destructive)四型，其中以第四型發生比率最多。取食寄主時，對寄主之利用範圍可限於產卵之寄主或不限於產卵之寄主。對寄主蟲期(齡期)之偏好性，一般遜於產卵時對寄主之偏好性，但亦有偏好性者。取食致死寄主之能力，主要視寄主種類、齡期及密度而定。 DeBach (1943) 曾強調寄生蜂之取食寄主行為對寄主族群密度之降低效果，認為比產卵寄生行為更為重要。另外在釋放寄生蜂時亦應考慮寄生蜂之取食寄主能力，以決定寄生蜂之釋放數。

3. 卵吸收策略

卵吸收為昆蟲繁殖策略中之一特殊型式，當有不利其行為、生理或生態等之因子[如營養不足、未交尾、未受精、缺少雄蟲費洛蒙、產卵阻礙(生殖管道物理上之遮斷、缺乏產卵地點、寄主數不夠)及季節(溫度、光周期)等]存在時，可藉卵吸收(即卵母細胞之退化與卵黃營養之再吸收)方式、或卵吸收與卵形成併行方式，暫時中止正常之排卵周期(ovulatory cycles)，以保存生殖資源並確保子代存活率之適應，進而提高繁殖之經濟效益。過去在有關昆蟲繁殖之研究中，卵吸收僅被視為不正常之現象、或被認為卵巢發育受阻之結果，但據 Bell and Bohm (1975) 之報導，卵吸收為寄生蜂控制卵巢功能中極重要之一種機制，且與寄生蜂高度搜尋寄主能力有密切關係。

4. 產卵調節策略

昆蟲之調節生殖機制相當複雜，且依種類而異。其中已知者為腦神經分泌細胞 (cerebral neuro-secretion) 接受經由取食、交尾或環境信息等所產生之訊息反應，進而活化咽喉側腺 (corpus allatum) 分泌青春激素 (juvenile hormone)，藉此促成卵黃原蛋白 (vitellogenin) 在脂肪體內之合成與釋出，及促使小包囊細胞間形成空隙，允許血液中之卵黃原蛋白通過並接近卵母細胞表面而進入蓄積 (Engelmann, 1969; Pan, 1969; Mordue *et al.*, 1980)。另蚊類或吸血椿象 (*Rhodnius* sp.) 之成熟卵母細

胞或卵萼 (calyx) 能產生抑制性之反饋作用，抑制未成熟卵母細胞之發育 (Mordue *et al.*, 1980)。據 Bell and Bohm (1975) 之綜論，採取應變式產卵型繁殖策略之寄生蜂，在不適繁衍環境下，常以卵吸收之方式調節產卵時機，從而獲得與寄生用適齡寄主同時發生之同律性 (synchronism)；若不利其繁衍因子持續存在稍久後，其卵巢內之成熟卵、未成熟卵均被吸收，僅生殖原殖部 (germarium) 保持完整，此時卵巢雖呈外觀上去勢 (phasic castration)，但當不利因子消失後，寄生蜂可重新恢復排卵並產下有活力之卵。又如行多元寄生之紋白蝶小繭蜂，其雖具辨識已被寄生寄主之能力，當未被寄生之寄主多時，該蜂會避開在已被寄生寄主上產卵；但遇到寄主大部分已被寄生時，為避免卵之浪費，該蜂亦會在已被寄生之寄主上產下少數卵 (佐藤, 1988)。

5. 分散策略

寄生蜂之分散策略與其寄主棲所之穩定性、寄主之遷移性、及寄生蜂對寄主斑狀群之利用程度有關。當寄主棲所穩定且寄主累代生活於其原棲所附近時，寄生蜂羽化後可不必分散且費力地去尋覓寄主，僅需在原棲所內發現寄主寄生。而當寄主棲所不穩或寄主具遷移性時，其寄生蜂之分散力與搜尋寄主能力必強，才能順利繁衍後代。前者如寄生於紅臘介殼蟲 (*Ceroplastes rubens* Maskell) 之跳小蜂 *Anicetus beneficus* Ishii and Yasumatsu (佐藤, 1988)，後者如寄生於紋白蝶之紋白蝶小繭蜂 (佐藤, 1988)。另當多種寄生蜂高密度存在時，寄生蜂間為求共存之適應，彼此對寄主斑狀群之利用即產生不同之策略。如寄生於家居性蠅 (synanthropic fly) 之兩種寄生蜂，*Muscidifurax raptor* Girault and Saunders 採行之策略為聚集型，在寄主每一斑狀群內儘量寄生多數寄主；而 *M. zaraptor* Kogan and Legner 則採分散型策略，在寄主每一斑狀群內僅寄生少數寄主後，即飛離另覓其它寄主斑狀群寄生 (Rosset, 1987)。

四、寄生蜂之寄生策略與防治效果之關係

(一) 生物防治成功之關鍵

Beirne (1980)、DeBach and Rosen (1991) 及 Waage and Mills (1992) 等曾謂在古典生物防治計畫中，首要工作係先評估害蟲之嚴重性，其中包括害蟲之分布與豐量、作物之危害損失與害蟲之經濟危害限界、害蟲之分類鑑定與可能之原產地、害蟲本地天敵之鑑定與生態研究、及天敵輸入地之氣候。其次進行害蟲原產地天敵之探測，如天敵相之組成、天敵對害蟲之抑制力、天敵對寄主之專一性、及對近親種寄主之新關連性 (new associations)。再次為天敵之檢疫、篩選、及評估工作。因而顯見害蟲生物防治成功之關鍵，係建立在害蟲之繁殖策略、作物之經濟危害限界、及天敵之有效性及繁殖與儲存技術上。今以寄生蜂為例略述如下：

1. 害蟲之繁殖策略

昆蟲之繁殖策略有 r 與 K 型。Southwood 與 Comins (1976) 及 Cock (1986) 認為當害蟲之繁殖策略屬於極端之 r 或 K 型策略時，較不適合生物

防治。例如極端 r 型繁殖策略之蝗蟲 (*Locusta migratoria* Linnaens) 與東非行軍蟲 (*Spodoptera exempta* (Walker))，二者不僅具遷移性，且繁殖潛能大，因而不適採用古典之生物防治。另一些極端 K 型繁殖策略之害蟲，因危害輕，一般不需防治。至於屬 r-K 系列 (r-K spectrum) 之中間型害蟲，在半永久性棲所 (野地與森林作物) 配合下，較適採行生物防治。

2. 作物之經濟危害限界

當擬定害蟲生物防治計畫時，必先考慮作物能忍受之害蟲最低密度。一般病媒昆蟲與直接危害作物收穫部分之害蟲，因作物不能忍受該害蟲之低密度危害，因而此類害蟲之生物防治僅能提供部分效果。相對地，當害蟲危害作物非收穫部分時，則較適用生物防治。例如 Cock (1986) 報導可可細蛾 (*Conopomorpha cramerella* (Snellen)) 一蛀入紅毛丹 (rambutan) 果肉時，即直接危害人所取食的部分。而當該蟲蛀食採收種子用之可可莢時，雖亦危害果肉但對種子而言，每莢 1 隻蟲之低密度危害尚能忍受，至每莢內達 5 隻蟲時，可可種子才無法形成。又如 Harris (1975) 報導加拿大在 1979 年曾估計進行雜草生物防治時，其回收效益應至少達 10%，否則不考慮使用生物防治。

3. 寄生蜂之有效性及繁殖與儲存技術

(1) 有效寄生蜂之選取標準：Waage (1990) 認為決定有效寄生蜂之選取標準可分二類，一為僅就寄生蜂之特性(亦即寄生蜂之寄生與繁殖策略)而選之約簡準據(reductionist criteria)；另一為除篩選寄生蜂之特性外，更強調應以候選寄生蜂種類間之交互作用、各種寄生蜂間之交互作用、及寄生蜂在輸入地對害蟲之致死作用等項進行篩選之全觀準據(holistic criteria)。至於二類間之差異與應注意事項介紹如下：

① 約簡準據：理論上有效寄生蜂之特性雖為寄主之搜尋效率 (searching efficiency) 與聚集反應 (aggregative response) 強, 與寄主發生之季節同律性 (seasonal synchrony) 高， 發育期短，內在增殖率 (intrinsic rate) 高，數值反應 (numerical response) 快，單產雌性孤雌生殖或單產雄性孤雌生殖，取食寄主行為屬產卵取食不併存但殘害寄主型，分散力強， 寄主專一性高，及氣候適應力強等。但 Jervis and Kidd (1996) 經參閱過去報告後，在生物防治上對有效寄生蜂之篩選，除認同寄生蜂之發育期需較寄主短外，針對它項篩選特性提出下列不同之意見。

i. 由於在約簡準據下，係將寄生蜂之生物性一一分解討論，且認定寄生蜂可將上述各種生物特性作理想性地結合 (ideal combinations)，並藉以預測寄生蜂在生物防治之成功性，其結果與現實有出入 (Waage and Mills, 1992)。

ii. 寄生蜂對寄主之搜尋效率、聚集反應等係由室內求出之理論值，相較於田間複雜之環境，此值無法具代表性 (Waage and Mills, 1992)。

iii. 在古典生物防治時，必需考量寄生蜂與寄主發生之一致性。但在溫室或在田間將寄生蜂當做生物藥劑以氾溢式或接種式釋放使用時，寄生蜂對寄主發生之季節同律性較不需考慮 (van Lenteren,

1986)。

iv. 一般生物防治時寄生蜂之內在增殖率常被要求需較寄主者高或相當。可是當寄生蜂之內在增殖率雖較寄主為低，但若其具取食寄主或殘害寄主 (host mutilation) 之能力時，仍可視為好的生物防治因子 (Huffaker *et al.*, 1977)。

v. 有效寄生蜂對寄主數值反應需快或慢，應視寄主之族群增長力之高低而論。如當害蟲族群增長力高時，有效寄生蜂之數值反應應快，若慢則導致時滯密度依變 (delayed density dependence) 與造成有限週期 (limit cycles)。若害蟲族群增長力低，而寄生蜂對其之數值反應快時，寄生蜂則會因過度補償所造成之波動反而降低其族群之穩定性。

vi. 在生物防治中寄生蜂之繁殖型式究竟是單產雌性孤雌生殖較優，或單產雄性孤雌生殖較優，並無定論。前者族群增長力高，且族群密度過低時亦可維持較佳狀態；後者則對環境變化之適應力較強，但當族群密度低時不利交尾。同時 Stouthamer *et al.* (1992) 認為在寄生蜂大量繁殖時為避免雙套染色體雄蟲 (diploid male)之產生，除飼養單一寄生蜂大族群外，亦可由飼養多量較小的寄生蜂亞族群 (smaller subpopulations) 方式進行之。另寄生蜂釋放時，為達寄生蜂之立足，除可在每一釋放點釋放多量之寄生蜂、或以格子式(grid pattern)方式釋放寄生蜂，以降低其同胞間交配(sib-mating) 外、尚可自不同地理區引進蜂種，以增加寄生蜂釋放之成功度。

vii. DeBach (1943) 曾強調寄生蜂取食致死寄主之能力在生物防治上所扮演之角色。而 Flanders (1953) 則質疑當寄主密度低時，寄生蜂高取食寄主之需求會導致寄生蜂因持續性之低密度，使其族群大幅振盪。但 Jervis and Kidd (1991) 認為在寄主低密度時，寄生蜂仍可靠卵數之受限 (egg-limitation)、卵吸收、及壽命之延長等特性調節其對寄主低密度之適應；同時若在寄主低密度時以非寄主食物供應寄生蜂，更可減少因寄生蜂取食寄主行為導致之不利影響。

viii. 寄生蜂分散力強時，雖可快速地在廣泛地區立足。但當寄生蜂以生物藥劑之形式氾溢式釋放時，因不希望寄生蜂飛離作物，反而需藉釋放曾受開洛蒙處理過之雌蜂以刺激其隨後之搜尋寄主 (Gross *et al.*, 1975) 、或在作物上直接施用開洛蒙以拘限寄生蜂之活動範圍 (Waage and Hassell, 1982)、或供應非寄主食物誘引寄生蜂之聚集。另在溫室內尤需注意寄生蜂飛行之臨界溫度，以避免寄生蜂之逃逸 (van Lenteren, 1986)。

②全觀準據：篩選有效寄生蜂時除應注意上述各項之約簡準據外，尚需評估下列各項因子。

i. 自害蟲原分布且不成災之地區搜尋寄生蜂：為增進引進種寄生蜂能在輸入地發揮其抑制害蟲低密度族群之機會，Fuester *et al.* (1983)、Pschorn-Walcher (1977)、Waage (1990) 及 Waage and Mills

(1992) 等認為寄生蜂引進前之搜尋地點，應限於其害蟲原分布且不成災地區行之。同時 Waage and Mills (1992) 建議可以田間接種害蟲之方式，進行其較有效寄生蜂種類之誘集。

ii. 在寄生蜂原產地篩選寄生蜂：基於在原產地之寄生蜂對害蟲族群波動有較大影響力之概念，Myers *et al.* (1989) 建議自寄生蜂原產地進行有效寄生蜂之篩選。

iii. 挑選寄主晚期生活環中主要密度依變之寄生蜂：致死寄主於較早期生活環中之寄生蜂，若對寄主呈現過度補償之密度依變反應，其結果將導致寄主族群密度反較無寄生蜂存在時為高。因而 May and Hassell (1988) 與 May *et al.* (1981) 認為寄生蜂具密度依變致死作用於寄主較早期或晚期生活環者間，後者對寄主死亡效果之影響較前者為大。又當大量釋放赤眼卵蜂防治鑽食作物莖部之鱗翅目螟蟲時，生物防治之成效深受卵寄生率、幼蟲死亡率、及幼蟲密度依變程度等因子之影響 (van Hamburg and Hassell, 1984)。另外由於生態系與害蟲種類之差異，彼等因子之變化亦大，因而當考慮增殖釋放卵寄生蜂時，必需針對各種狀態進行有效寄生蜂之評估。

iv. 重視寄生蜂間之互補作用：May and Hassell (1988) 曾利用 Nicholson-Bailey 模式探討害蟲與兩種寄生蜂間之交互作用。其結果顯示已立足寄生蜂與第二種寄生蜂間產生如下之四種反應：(i) 第二種寄生蜂不但立足且與原先已立足之寄生蜂共存，導致寄主更低密度之平衡。(ii) 第二種寄生蜂雖取代原已立足者，但較原已立足者單一存在時，其可維持與寄主更低密度之穩定交互作用。(iii) 第二種寄生蜂無法立足。此種情形尤常見於第二種寄生蜂對寄主之搜尋較原已立足者為低時。(iv) 不論兩種蜂共存或第二種寄生蜂取代原已立足者，但其結果卻導致寄主害蟲之定期大發生。上述 (i) 與 (ii) 之兩種反應分別是生物防治所渴望樂見者。而 (ii) 與 (iv) 之兩種反應則分別為不期望與極度不願發生者。 Zwolfer (1971) 認為當兩種寄生蜂間呈平衡競爭 (counterbalanced competition) 狀況，亦即如其中一種寄生蜂為幼蟲期之優勢種 (superior larval competitor) 、而另一種寄生蜂為成蟲期之優勢種 (superior adult competitor) 時，兩種寄生蜂間較易達成雙方共存之第一種反應。但 Franz (1961) 認為當寄生蜂間雖呈現平衡競爭時，仍不要同時引進數種寄生蜂，應預先排定引進次序，例如外在優勢種適應力強者先引進，內在優勢種較後引進。另外一種寄生蜂對寄主斑狀群之標記與防禦行為亦可能會干擾另一種寄生蜂。因此當外地侵入性害蟲在當地已有一種或多種以上寄生蜂寄生時，若再想引入其它種寄生蜂，則必先衡量新引進種與已存在寄生蜂間之交互作用。因當寄主密度過低或當地寄生蜂之總寄生力較新引入者相對過高時，此新引進種將不可能存在。另外卵寄生蜂可能較幼蟲或蛹期寄生蜂較易立足，尤其當寄主之淨增殖率偏低且已遭受天敵顯著之致死影響時，此一現象甚為明顯。

v. 重建外來害蟲之寄生蜂相：害蟲生物防治觀念中，認為若能將原產地害蟲所有天敵相均行引進，則可維持天敵對害蟲之完整特性。而一些實例亦證實強調多種寄生蜂引進之效果 (Huffaker *et al.*, 1971; DeBack and Rosen, 1991)。至於寄生蜂相之重建，目前不僅被思慮且已實際進行中 (Patil *et al.*, 1994)。

(2) 寄生蜂之繁殖與儲存技術

進行害蟲生物防治時，為提供適時釋放適量之寄生蜂，寄生蜂之大量繁殖與儲存技術即成為害蟲生物防治中必備之條件。一般寄生蜂在繁殖與儲存流程中需注意之事項包括蜂種之品質管制，寄主或代用寄主之選擇，研擬寄生蜂繁殖、儲存之最適條件，開發寄生蜂繁殖、儲存之技術與設備，及成本分析等。而其中寄生蜂繁殖與儲存最適條件之研擬，必經由寄生蜂基本生物學試驗，如生活史、寄主選擇、生理與物理需求、性比、成蟲食物、功能反應、數值反應等，以確立繁殖寄生蜂最適之寄主植物、寄主種類、寄主齡期、溫濕度、光週期、接蜂空間、寄主與寄生蜂比例、食物 (成蟲食物)、最適採收期、及冷藏之蟲期、溫度、期限等。

(二) 臺灣地區生物防治成功之實例

由於農藥之廣泛與不當使用，不但造成害蟲因抗藥性之產生與自然界生態平衡之破壞，致使害蟲防治益發不易，尚因農藥殘毒危及人類健康之問題層出不窮。因而近年來臺灣地區害蟲之防法方法已漸由藥劑防治導向生物防治。但因害蟲種類與其生態環境不一，各害蟲進行生物防治時所需考量之條件與評估標準亦不同。茲以柑橘木蝨與非洲菊斑潛蠅為例，簡介臺灣地區害蟲生物防治之近況與成果。

1. 柑橘木蝨生物防治

柑橘木蝨 (*Diaphorina citri* Kuwayama) 為柑橘立枯病之媒介昆蟲 (Huang, 1984)，其危害已嚴重影響柑橘之產業，因而其防治深受重視。柑橘木蝨之本地天敵除捕食性之安平草蛉 (*Mallada boninensis* Okamoto)、六條瓢蟲 (*Menochilus sexmaculatus* Fabricius)、粉白小黑瓢蟲 *Serangium* sp. 及巨眼椿象 *Geocoris* sp. 外，僅有一種紅腹跳小蜂 (*Diaphorencyrtus diaphorinae* (Lin and Tao)) (Lin *et al.*, 1973; Chien, 1992)。但前者對柑橘木蝨之影響力低；而後者雖廣泛分布，在 6 至 12 月間其寄生率可達 15.0～56.9%，可是該蜂在 1 至 5 月間之寄生率僅 0.1～15%，且全年該蜂被 11 種重複寄生蜂之總重複寄生率高達 25～51%，以致嚴重影響紅腹跳小蜂對柑橘木蝨之抑制潛能 (Chien *et al.*,1991)。於是自 1983 年至 1990 年間試行自留尼旺島引進亮腹釉小蜂 (*Tamarixia radiata* (Waterston)) 進行柑橘木蝨之生物防治。其間就寄生蜂之生物特性與寄生策略進行有效寄生蜂之篩選、並評估寄生蜂對柑橘木蝨之防治效力及探討棲所穩定性對柑橘木蝨與其寄生蜂之影響，進而加強寄生蜂之保育及藉供在柑橘立枯病與柑橘綜合防治體系中寄生蜂應用之參考 (Chien, 1989, 1992, 1995; Chien and Chu, 1993; Chien *et al.*, 1988, 1989; Chien *et al.*, 1991a,b, 1993, 1994a,b, 1995; Chiu *et al.*,

1988; Chu and Chien, 1991)。結果證實亮腹釉小蜂在月橘棲所較穩定環境下，確對柑橘木蝨具抑制效果，且可避免該成蟲之顯著遷飛；同時該蜂與本地紅腹跳小蜂間之競爭非但不明顯且有協力效果。因而建議在月橘上，應儘可能保持其棲所之穩定性，避免經常性之大幅修剪或施藥，使已立足之亮腹釉小蜂與本地種紅腹跳小蜂能發揮其寄生能力，維持柑橘木蝨族群低密度穩定消長。而在柑橘園內，為顧及 1 隻帶毒之柑橘木蝨成蟲即可傳病，且柑橘園內不連續之芽期及施藥不利寄生蜂活動、柑橘木蝨對藥劑相當敏感、及橘園栽培管理中必需施藥防蟲等因素，因而為減少柑橘之罹病率，建議在柑橘園內柑橘木蝨之防治，可忽略寄生蜂之應用，而側重於柑橘園之栽培管理與藥劑防治。

2. 非洲菊斑潛蠅

非洲菊斑潛蠅 (*Liriomyza trifolii* (Burgess)) 為世界性重要之觀賞植物與蔬菜作物害蟲 (Lindquist, 1983)。其防治方法除施用藥劑外，歐美各國尚利用寄生蜂防治之 (Jones *et al.*, 1986; Minkenberg and van Lenteren, 1986; Parrella and Bethke, 1988)。在臺灣，非洲菊斑潛蠅自 1988 年 2 月於臺中大坑地區首次被發現後，不但立即成為非洲菊園內之重要害蟲，尚迅速擴散危害各地之菊科花卉、豆科、葫蘆科、茄科及十字花科蔬菜 (Wang and Lin, 1988)。由於非洲菊之棲所穩定性 (3～4 年更新分株) 與收穫方式 (僅花之部分供做切花用) 較其它作物更適於非洲菊斑潛蠅生物防治之施行，遂自 1991 年 10 月起至 1994 年12月間在臺中大坑非洲菊園內進行非洲菊斑潛蠅與其寄生蜂相之消長調查外，尚於室內進行非洲菊斑潛蠅與其重要寄生蜂之生活史、繁殖力及彼等對藥劑感受性等之研究 (Chien and Ku, 1996；錢景秦、古琇芷，未發表資料)。希冀藉此評估非洲菊斑潛蠅在本地有效寄生蜂抑制下之發生程度，並建議農民選用對該蠅有效寄生蜂較安全之藥劑，以建立非洲菊病蟲害較適之防治策略。目前就已知結果得知，非洲菊斑潛蠅在 1988 年侵入臺灣後雖曾對農民與農政單位造成極大震憾，但經近 3 年多之調查，發現該蠅主要危害菊科花卉，而在豆類、蕃茄及洋香瓜上卻極少或幾不發生。且在大坑非洲菊園內非洲菊斑潛蠅在施藥與本地種寄生蜂之抑制下，該蠅第三齡幼蟲之發生密度已由 1991～1993 年之 0~18.4 隻／葉，明顯降為 1994 年之 0~7.7 隻／葉，同時該蠅之發生頻率亦由經常發生降為偶發性。探討其因初步歸納下列 5 點：

(1) 於 1988 年與 1989 年農業試驗所農藥研究室與臺中區農業改良場即已完成非洲菊斑潛蠅有效藥劑之篩選 (鄭，1989; Liu and Wang, 1992)，且花農對該蠅生物防治具初步概念。

(2) 非洲菊斑潛蠅之本地寄生蜂多達 9 種 (Lin and Wang, 1992; Hansson and LaSalle, 1996)，其中以華釉小蜂 (*Neochrysocharis formosa* (Westwood)) 與異角釉小蜂 (*Hemiptarsenus varicornis* (Girault)) 最為常見，各佔寄生蜂發生量之 45 與 39% (n=19,014 隻)。且未發現有重複寄生蜂 (錢景秦、古琇芷，未發表資料)。

(3) 非洲菊斑潛蠅幼蟲之危害以第三齡幼蟲居最 (Chien and Ku, 1996)，而該蠅本地寄生蜂中之異角釉小蜂、華釉小蜂、岡崎釉小蜂

(*Chrysonotomyia okazakii* (Kamijo)) 及底比斯釉小蜂 (*Chrysocharis pentheus* (Walker))，均對該蠅第三齡幼蟲具產卵偏好性，且彼等之寄生方式均屬非共育寄生性策略，亦即寄主一被寄生即失去取食能力，並於數小時內死亡。因而顯示彼等寄生蜂對非洲菊斑潛蠅第三齡幼蟲之取食危害具有強勢之抑制力 (錢景秦、古琇芷，未發表資料)。

(4) 非洲菊斑潛蠅之繁殖力雖強，在 25°、30° 及 35℃ 時，其雌性成蠅每日之內在增殖率各為 0.2183、0.2529 及 0.3053 (Chien and Ku, 1996)。但由其兩種寄生蜂－華釉小蜂與異角釉小蜂在 25℃、每日供應 40 隻寄主幼蟲時，其雌性成蜂每日之內在增殖率各為 0.2038 與 0.2569，及兩種寄生蜂之取食寄主能力又各為其寄生能力之 0.83 與 1.41 倍，因而顯示此兩種寄生蜂對非洲菊斑潛蠅極具防治潛能 (錢景秦、古琇芷，未發表資料)。

(5) 本地寄生蜂中之異角釉小蜂與華釉小蜂對防治非洲菊斑潛蠅藥劑－75% 賽滅淨可濕性粉劑 (cyromazine，5,000 倍) 具相容性。而其它非洲菊園內之常用藥劑，如 50% 培丹可溶性粉劑 (cartap，1,000 倍)、50% 硫賜安可釋性粉劑 (thiocyclam hydrogenoxalate，1,000 倍)、40% 三落松乳劑 (triazophos，1,000 倍)則對此兩種寄生蜂 (卵、老熟幼蟲、蛹及成蟲期) 之毒害程度最高，30% 白粉松乳劑 (pyrazophos，2,000 倍) 次之，2% 阿巴汀乳劑 (abamectin，2,000 倍) 再次。因此祇要慎選藥劑防治非洲菊園內之病、蟲、蟎害，非洲菊斑潛蠅之有效寄生蜂－華釉小蜂與異角釉小蜂即可獲得良好保育 (錢景秦、古琇芷，未發表資料)。

綜合以上之結果，得知非洲菊園內病蟲蟎害之綜合防治策略為，當非洲菊園內非洲菊斑潛蠅幼蟲因受其寄生蜂之抑制，呈現低密度穩定消長時，對該蠅不需施藥防治，但當該蠅幼蟲密度呈現突然暴升時，可施用賽滅淨防治之。又當非洲菊園內有白粉病發生時建議施用白粉松，若有斜紋夜盜蛾、蚜蟲、粉蝨、介殼蟲、薊馬及葉蟎等發生時，則建議施用阿巴汀防治之 (錢景秦、古琇芷，未發表資料)。

參考文獻

趙修復(主編)。1982。害蟲生物防治。農業出版社，北京。354頁。

鄭允。1989。防治非洲菊斑潛蠅之用葯選擇。農葯世界 68: 31-33。

佐藤芳文。1988。寄生バチの的世界。東海大學出版會，東京。X+242頁。

Arakawa, R. 1987. Attack on the parasitized host by a primary solitary parasitoid, *Encarsia formosa* (Hymenoptera: Aphelinidae): the second female pierces, with her ovipositor, the egg laid by the first one. Appl. Entomol. Zool. 22: 644-645.

Arthur, A. P., and H. G. Wylie. 1959. Effects of host size on sex ratio, development time and size of *Pimpla turionellae* (L.) (Hymenoptera: Ichneumonidae). Entomophaga 4: 297-301.

Askew, R. R., and M. R. Shaw. 1986. Parasitoid communities: their size, structure and

developmEntomol. pp. 225-264. *in*: J. K. Waage, and D. J. Greathead, eds. Insect Parasitoids. Academic Press, London.

Beckage, N. E., and L. M. Riddiford. 1978. Developmental interactions between the tobacco hornworm *Manduca sexta* and its braconid parasite *Apanteles congregatus*. Entomol. Exp. Appl. 23: 139-151.

Beirne, B. P. 1980. Biological control: benefits and opportunities. pp. 307-321. *in*: Perspectives in World Agriculture. Commonwealth Agricultural Bureaux, Slough.

Bell, W. J., and M. K. Bohm. 1975. Oosorption insects. Biol. Rev. 50: 373-396.

Berlinger, M. J., and A. M. Gol'berg. 1978. The effect of the fruit sepals on the citrus mealybug population and on its parasite. Entomol. Exp. Appl. 24: 38-43.

Bracken, G. K. 1965. Effects of dietary components on fecundity of the parasitoid *Exeristes comstockii* (Cress) (Hymenoptera: Ichneumonidae). Can. Entomol. 97: 1037-1041.

Bracken, G. K. 1966. Role of ten dietary vitamins on fecundity of the parasitoid *Exeristes comstockii* (Cress) (Hymenoptera: Ichneumonidae). Can. Entomol. 98: 918-922.

Carter, M. C., D. Sutherland, and A. F. G. Dixon. 1984. Plant structure and the searching efficiency of coccinellid larvae. Oecologia 63: 394-397.

Charnov, E. L. 1982. The theory of sex allocation. Princeton University Press, Princeton. X+355pp. (cited by I. Gauld, and B. Bolton. 1988)

Chien, C. C. 1989. Methodology in the biological control of *Diaphorina citri* in Taiwan. pp. 16-17. *in*: B. Aubert, C. Ke, and C. Gonzales eds. Proccedings of the 2nd FAO-UNDP Regional Workshop Lipa Philippines Asian/Pacific Citrus Greening, November 20th-26th, 1988, Lipa.

Chien, C. C. 1992. Bionomics of *Tamarixia radiata* (Waterston): An ectoparasitoid of *Diaphorina citri* Kuwayama in Taiwan. PhD thesis. National Taiwan Univ. R. O. C. (In Chinese)

Chien, C. C. 1995. The role of parasitoids in the pest management of citrus psyllid. pp. 245-261. Proceeding of a Symposium Research and Development of Citrus in Taiwan.

Chien, C. C., and Y. I Chu. 1993. Biological control of citrus psyllid, *Diaphorina citri* in Taiwan. pp. 186-208. *in*: Proceedings International Symposium on the "Use of Biological Control Agents under Integrated Pest Management". October 4-10, 1993, Fukuoka.

Chien, C. C. and S. C. Ku. 1996. Morphology, life history and reproductive ability of *Liriomyza trifolii*. J. Agric. Res. China 45: 69-88. (In Chinese)

Chien, C. C., S. H. Chiu, and S. C. Ku. 1988. Biological control of citrus psylla, *Diaphorina citri* I. The introduction, augmentation and release of *Tamarixia radiata*. J. Agric. Res. China 37: 430-439. (In Chinese)

Chien, C. C., S. H. Chiu, and S. C. Ku. 1989. Biological control of *Diaphorina citri* in Taiwan. Fruits 44: 401-407.

Chien, C. C., Y. I, Chu, and S. C. Ku. 1991a. Biological control of citrus psyllid, *Diaphorina citri* in Taiwan. II. Evaluation of *Tamarixia radiata* and *Diaphoencyrtus diaphorinae* for the control of *Diaphorina citri*. Chinese J. Entomol. 11: 25-38. (In Chinese)

Chien, C. C., Y. I, Chu, and S. C. Ku. 1991b. Parasitic strategy, morphology and life history of *Tamarixia radiata* (Hymenoptera: Eulophidae). Chinese J. Entomol. 11: 264-281. (In Chinese)

Chien, C. C., Y. I, Chu, and S. C. Ku. 1993. Influence of temperature on the population increase, host-killing capability and storage of *Tamarixia radiata*. Chinese J. Entomol. 13: 111-123. (In Chinese)

Chien, C. C., Y. I, Chu, and S. C. Ku. 1994a. Oosorption and oviposition-regulating capability of the eulophid wasp, *Tamarixia radiata*, and its internal reproductive organs. Plant Prot. Bull. 36: 19-30. (In Chinese)

Chien, C. C., Y. I, Chu, and S. C. Ku. 1994b. Influence of food on longevity, egg production and population increaes of the eulophid wasp, *Tamarixia radiata*. Plant Prot. Bull. 36: 97-105. (In Chinese)

Chien, C. C., Y. I, Chu, and S. C. Ku. 1995. Influences of host densities on the population increase of the eulophid wasp, *Tamarixia radiata*, and its host-killing ability. Plant Prot. Bull. 37: 81-96. (In Chinese)

Chiu, S. C., B. Aubert, and C. C. Chien. 1988. Attempts to establish *Tetrastichus radiatus* Waterston (Hymenoptera, Chalcidoidea), a primary parasite of *Diaphorina citri* Kuwayama in Taiwan. pp. 265-268 *in* L. W. Timmer, S. M. Garnsey, and C. Navarro, eds. Proccedings of the 10th Conference of the International Organization of Citrus Virologists. CA.

Chu, Y. I, and C. C. Chien. 1991. Utilization of natural enemies to control of pysllid vectors transmitting citrus greening. pp. 135-145. *in*: K. Kiritani, H. J. Su, and Y. I Chu, eds. Integrated Control of Plant Virus Diseases. Food and Fertilizer Technology Center for the Asian and Pacific Region Supplement No. 1. Taipei.

Clark, A. M. 1963. The influence of diet upon the adult life span of two species of *Bracon*. Ann. Entomol. Soc. Am. 56: 616-619.

Clausen, L. 1976. Phoresy among entomophagous insects. Ann. Rev. Entomol.. 21: 343-368.

Cock, M. J. W. 1986. Requirements for biological control: an ecological perspective. Biocontrol News and Information 7: 1-16.

DeBach, P. 1943. The importance of host-feeding by adult parasites in the reduction of host populations. J. Econ. Entomol. 36: 647-658.

DeBach, P., and D. Rosen. 1991. Biological Control by Natural Enemies. 2nd edn,

Cambridge University Press, Cambridge.

van Dijken, M. J., and J. K. Waage. 1987. Self and conspecific superparasitism by the egg parasitoid *Trichogramma evanescens*. Entomol. Exp. Appl. 43: 183-192.

Doutt, R. L. 1959. The biology of parasitic hymenoptera. Ann. Rev. Entomol. 4: 161-182.

Doutt, L., and P. DeBach. 1964. Some biological control concepts and questions. pp. 134-136. *in*: P. DeBach, ed. Biological Control Insect Pests Weeds. Chapman and Hall Ltd., London.

Eberhard, W. G. 1975. The ecology and behavior of a subsocial pentatomid bug and two scelionid wasps: strategy and counterstrategy in a host and its parasites. Smithon. Contr. Zool. 205: 1-39.

Edson, K. M., S. B. Vinson, D. B. Stoltz, and M. D. Summers. 1981. Virus in a parasitoid wasp: Suppression of the cellular immune response in the parasitoid's host. Science 211: 582-583.

Edwards, R. L. 1954. The effect of diet on egg maturation and resorption in *Mormoniella vitripennis* (Hymenoptera: Pteromalidae). Quart. J. Microscopical Sci. 95: 459-468.

Engelmann, F. 1969. Female specific protein: biosynthesis controlled by corpus allatum in *Leucophaea maderae*. Science 165: 407-409.

Everson, P. 1980. The relative activity and functional response of *Phytoseiulus persimilis* (Acarina: Phytoseiidae) and *Tetranychus urticae* (Acarina: Tetranychidae). Can. Entomol. 111: 7-10.

Fernando, M. H. J. P., and M. P. Hassell. 1980. Predator-prey responses in an acarine system. Res. Pop. Ecol. 22: 301-322.

Flanders, S. E. 1942. Oosorption and ovulation in relation to oviposition in the parasitic Hymenoptera. Ann. Entomol. Soc. Am. 35: 251-266.

Flanders, S. E. 1956. The mechanisms of sex-ratio regulation in the (Parasitic) Hymenoptera. Ins. Soc. 3: 325-334.

Flanders, S. E. 1953. Predatism by the adult hymenopterous parasite and its role in biological control. J. Econ. Entomol. 46: 541-544.

Flanders, S. E. 1950. Regulation of ovulation and egg disposal in the parasitic Hymenoptera. Can. Entomol. 82: 134-140.

Franz, J. M. 1961. Biologische Schadlingsbekampfung. pp. 1-302. *in*: H. Richter, ed. Handbuch der Pflanzenkrankheiten. 2nd edn.,Vol.6, No. 3. Parey, Berlin (cited by H. Zwolfer, M. A. Ghani, and V. P. Rao, 1976)

Fuester, R. W., J. J. Drea, F. Gruber, H. Hoyer, and G. Mercardier. 1983. Larval parasites and other natural enemies of *Lymantria dispar* (Lepidoptera, Lymantriidae) in Burgenland, Austria, and Wurzburg, Germany. Environ. Entomol. 12: 724-737.

Gardner, S. M., and A. F. G. Dixon. 1985. Plant structure and the foraging success of *Aphidius rhopalosiphi* (Hym: Aphidiidae). Ecol. Entomol. 10: 171-179.

Gauld, I., and B. Bolton. eds. 1988. The Hymenoptera. Oxford University Press, New York. 332 pp.

Goertzen, R., and R. L. Doutt. 1975. The ovicidal propensity of *Goniozus*. Ann. Entomol. Soc. Am. 68: 869-870.

Griffiths, N. T., and H. C. J. Godfray. 1988. Local mate competition, sex ratio and clutch size in bethylid wasps. Behav. Ecol. Sociobiol. 22: 211-217.

Gross, H. R., W. J. Lewis, R. L. Jones, and D. A. Nordlund. 1975. Kairomones and their use for management of entomophagous insects. III. Stimulation of *Trichogramma achaeae*, *T. pretiosum* and *Microplitis croceipes* with host seeking stimuli at the time of release to improve efficiency. J. Chem. Ecol. 1: 431-438.

Guillot, F. S., and S. B. Vinson. 1972. The role of the calyx and poison gland of *Cardiochiles nigriceps* in the host-parasitoid relationship. J. Insect Physiol. 18: 1315-1321.

Guillot, F. S., and S. B. Vinson. 1973. Effect of parasitism by *Cardiochiles nigriceps* on food consumption and utilization by *Heliothis virescens*. J. Insect Physiol. 19: 2073-2082.

van Hamburg, H., and M. P. Hassell. 1984. Density dependence and the augmentative release of egg parasitoids against graminaceous stalkborers. Ecol. Entomol. 9: 101-108.

Hamilton, W. D. 1967. Extraordinary sex ratios. Science 156: 477-488.

Hansson, C., and J. LaSalle. 1996. Two new eulophid parasitoids (Hymenoptera Chalcidoidea: Eulophidae) of *Liriomyza trifolii* (Burgess) (Diptera: Agromyzidae). Oriental Insects 30: 193-202.

Harris, P. 1979. Cost of biological control of weeds by insects in Canada. Weed Sci. 27: 242-250.

Hassell, M. P. 1978. The dynamics of arthropod predator-prey systems. Princeton Univ. Press, Princeton, U. K. 237 pp.

Havron, A., D. Rosen, Y. Rossler, and J. Hillel. 1987. Selection on male hemizygous genotype in arrhenotokous insects and mites. Entomophaga 32: 261-268.

Hirose, Y. 1986. Biological and ecological comparison of *Trichogramma* and *Telenomus* as control agents of lepidopterous pests. J. .Appl. Entomol. 101: 39-47.

Hirose, Y., M. Yamanaka, and K. Hiehata. 1988. Competition and coexistence among *Trichogramma* species in natural systems. pp. 207-211. *in*: J. Voegele, J. K. Waage, and J. C. van Lenteren, eds. I.N.R.N.

Hitchcock, S. W. 1959. Number of fall generations of *Ooencyrtus kuwanae* (How.) in gypsy moth eggs. J. Econ. Entomol. 52: 764-765.

Hokyo, N., K. Kiritani, F. Nakasuji, and M. Shiga. 1966. Comparative biology of the

two scelionid egg parasites of *Nezara viridula* L. (Hemiptera: Pentatomidae). Appl. Entomol. Zool. 1: 94-102.

Holling, C. S. 1959a. The components of predation as revealed by a study of small mammal predation of the European pine sawfly. Can. Entomol. 91: 293-320.

Holling, C. S. 1959b. Some characteristics of simple types of predation and parasitism. Can. Entomol. 91: 385-398.

Holmes, H. B. 1972. Genetic evidence for fewer progeny and a higher percent males when *Nasonia vitripennis* oviposits in previously parasitized hosts. Entomophaga 17: 79-88.

Horn, D. J. 1969. Oviposition behavior of *Tetrastichus incertus*, a parasite of the alfalfa weevil. J. Econ. Entomol. 63: 303-304.

Huang, C. H., M. Y. Tsai, and C. L. Wang. 1984. Transmission of citrus likubin by a psyllid, *Diaphorina citri*. J. Agric. Res. China 33: 65-72.

Huffaker, C. B., R. F. Luck, and P. S. Messenger. 1977. The ecological basis of biological control. pp. 560-586. Proceedings of the 15th International Congress of Entomology. Washington. 1976.

Huffaker, C. B., P. S. Messenger, and P. DeBach. 1971. The natural enemy component in natural control and the theory of biological control. pp. 16-67. *in*: C. B. Huffaker, ed. Biological Control. Plenum, New York.

Ikawa, T., H. Okabe. 1985. Regulation of egg number per host to maximize the reproductive success in the gregarious parasitoid, *Apanteles glomeratus* L. (Hymenoptera: Braconidae). Appl. Entomol. Zool. 20: 331-339.

Ikawa, T., Y. Suzuki. 1982. Ovipositional experience of the gregarious parasitoid *Apanteles glomeratus* (Hymenoptera: Braconidae), influencing her discrimination of the host larvae, *Pieris rapae crucivora*. Appl. Entomol. Zool. 17: 119-126.

Jacques, B., and J. N. McNeil. 1992. Host behaviour modification by the endoparasitoid *Aphidius nigripes*: a strategy to reduce hyperparasitism. Ecol. Entomol. 17: 97-104.

Jacques, J. M., van Alphen, and M. E. Visser. 1990. Superparasitism as an adaptive strategy for insect parasitoids. Ann. Rev. Entomol. 35: 59-79.

Jervis, M. A., and N. A. C. Kidd. 1986. Host-feeding strategies in Hymenopteran parasitoids. Biol. Rev. 61: 395-434.

Jervis, M. A., and N. A. C. Kidd. 1991. The dynamic significance of host-feeding by insect parasitoids - what modellers ought to consider. Oikos 62: 97-99.

Jervis, M., and N. Kidd. eds. 1996. Insect Natural Enemies- practical approaches to their study and evaluation. Chapman and Hall, London , UK. 491 pp.

Jones, V. P., M. P. Parrella, and D. R. Hodel. 1986. Biological control of *Liriomyza trifolii* on greenhouse chrysanthemums. Calif. Agric. 40: 10-12.

Kainoh, Y. 1988. Some factors influencing sex ratio in *Ascogaster reticulatus* Watanabe (Hymenoptera: Braconidae). Appl. Entomol. Zool. 23: 35-40.

King, P. E. 1961. A possible method of sex ratio determination in the parasitic hymenopteran *Nasonia vitripennis*. Nature 189: 330-331.

King, P. E., and J. G. Richards. 1968. Oosorption in *Nasonia vitripennis* (Hymenoptera: Pteromalidae). J. Zool., London 154: 495-516.

Kishi, Y. 1970. Differences in the sex ratio of the pine bark weevil parasite, *Dolichomitus* sp. (Hymenoptera: Ichneumonidae), emerging from different host species. Appl. Entomol. Zool. 5: 126-132.

Kitano, H. 1986. The role of *Apanteles glomeratus* venom in the defensive response of its host, *Pieris rapae crucivora*. J. Insect Physiol. 32: 369-375.

Kitano, H., and Nakatsuji, N. 1978. Resistance of *Apanteles* eggs to the haemocytic encapsulation by their habitual host, *Pieris*. J. Insect Physiol. 24: 261-271.

Klomp, H., and B. J. Teerink. 1962. Host selection and number of eggs per oviposition in the egg parasite *Trichogramma embryophagum* Htg. Nature 195: 1020-1021.

Laing, R. L. 1937. Host-feeding by insect parasites. I. Observation on the finding of hosts by *Alysia manducator, Mormoniella vitripennis* and *Trichogramma evanescens*. J. Anim. Ecol. 6: 298-317.

Leius, K. 1961a. Influence of food on fecundity and longevity of adults of *Itoplectis conquisitor* (Say) (Hymenoptera: Ichneumonidae). Can. Entomol. 93: 771-780.

Leius, K. 1961b. Influence of various foods on fecundity and longevity of adults of *Scambus buolianae* (Htg.) (Hymenoptera: Ichneumonidae). Can. Entomol. 93: 1079-1084.

Leius, K. 1962. Effects of the body fluids of various host larvae on fecundity of females of *Scambus buolianae* (Htg.) (Hymenoptera: Ichneumonidae). Can. Entomol. 94: 1078-1082.

van Lenteren, J. C. 1976. The development of host discrimination and the prevention of superparasitism in the parasite *Pseudeucoila bochei* Weld (Hym. Cynipidae). Neth. J. Zool. 26: 1-83.

van Lenteren, J. C. 1986. Parasitoids in the greenhouse: successes with seasonal inoculative release systems. pp. 341-374. *in*: J. K. Waage, and D. J. Greathead, eds. Insect Parasitoids. Academic Press, London.

Lin, F. C., and C. L. Wang. 1992. The occurrence of parasitoids of *Liriomyza trifolii* (Burgess) in Taiwan. Chinese J. Entomol. 12: 247-257. (In Chinese)

Lin, S. J., Y. F. Ke, and C. C. Tao. 1973. Bionomics observation and integrated control of citrus psylla, *Diaphorina citri* Kuwayama. J. Hort. Soc. China 19: 234-242. (In Chinese)

Lindquist, R. K. 1983. New greenhouse pests, with particular reference to the leafminer, *Liriomyza trifolii*. Proc. 10th Int. Congr. Pl. Prot. Brighton, England. 3: 1087-1094.

Liu, T. S., and Y. S. Wang. 1992. Screening for insecticides and the application of

yellow sticky card in the control of American *Liriomyza trifolii* (Burgess). Bulletin of Taichung District Agricultural Improvement Station. 36 : 7-16. (In Chinese)

Lloyd, D. C. 1940. Host selection by hymenopterous parasites of the moth *Plutella maculipennis* Curtis. Proc. R. Soc. (B) 128: 451-484.

Lum, P. T. M. 1977. Effect of glucose on autogenous reproduction of *Bracon hebetor* Say. J. Georgia Entomol. Soc. 12: 150-153.

Madden, J. L. 1968. Behavioural responses of parasites to the symbiotic fungus associated *Sirex noctilio* F. Nature 218: 189-190.

Malo, F. 1961. Phoresy in *Xenufens* (Hymenoptera: Trichogrammatidae), a parasite of *Caligo eurilochus* (Lepidoptera: Nymphalidae). J. Econ. Entomol. 54: 465-466.

May, R. M., and M. P. Hassell. 1988. Population dynamics and biological control. Philos. Trans. R. Soc. Lond. (B) 318: 129-169.

May, R. M., M. P. Hassell, R. M. Anderson, and D. W. Tonkyn. 1981. Density dependence in host-parasitoid models. J. Anim. Ecol. 50: 855-865.

Minkenberg, O. P. J. M., and J. C. van Lenteren. 1986. The leafminers *Liriomyza bryoniae* and *L. trifolii* (Diptera: Agromyzidae), their parasites and host plants: A review. Agric. Univ. Wageningen. 86-2. 50 pp.

Mordue, W., G. J. Goldsworthy, J. Brady, and W. M. Blaney. 1980. Insect physiology. Blackwell Scientific Publications. 108 pp.

Muldrew, J. 1953. The natural immunity of the larch sawfly (*Pristiphora erichsonii* (Hrg.)) to the introduced parasite *Mesoleius tenthredinis* Morley in Manitoba and Saskatchewan. Can. J. Zool. 31: 313-332.

Myers, J. H., C. Higgins, and E. Kovacs. 1989. How many insect species are necessary for the biological control of insects? Environ. Entomol. 18: 541-547.

Omata, K. 1984. Influence of the physiological condition of the host, *Papilio xuthus* L. (Lepidoptera: Papilionidae), on the development of the parasite, *Trogus mactator* Tosquinet (Hymenoptera: Ichneumonidae). Appl. Entomol. Zool. 19: 430-435.

Pan, M. L., W. J. Bell, and W. H. Telfer. 1969. Vitellogenic blood protein synthesis by insect fat body. Science 165: 393-394.

Parrella, M. P., and J. A. Bethke. 1988. Larval development and leafmining activity of *Liriomyza trifolii* (Burgess) (Diptera: Agromyzidae). Pan-Pacific Entomologist 64: 17-22.

Patil, N. G., P. S. Baker, W. Groot, and J. K. Waage. 1994. Competition between *Psyllaephagus yaseeni* and *Tamarixia leucaenae*, two parasitoids of the leucaena psyllid (*Heteropsylla cubana*). Intern. J. Pest Manag. 40: 211-215.

Pierce, N. E., and P. S. Mead. 1981. Parasitoids as agents in the symbiosis between lycaenid butterfly larvae and ants. Science 211: 1185-1187.

Price, P. W. 1974. Strategies for egg production. Evolution 28: 76-84.

Price, P. W. 1975. Reproductive strategies of parasitoids. pp. 87-111. *in*: P. W. Price,

ed. Evolutionary Strategies of Parasitic Insects and Mites. Plenum Press, New York and London.

Pschorn-Walcher, H. 1971. Biological control of forest insects. Ann. Rev. Entomol. 22: 1-22.

Richerdson, J. V., and J. H. Borden. 1972. Host finding behaviour of *Coeloides brunneri* (Hymenoptera: Braconidae). Can. Entomol. 104: 1235-1250.

Rogers, D. 1975. A model for avoidance of superparasitism by solitary insect parasitoids. J. Anim. Ecol. 44: 623-638.

Rosset, P. M. 1987. Alternative patch-utilization strategies in sympatric parasitoids (Hymenoptera: Pteromalidae). Environ. Entomol. 16: 481-483.

Salt, G. 1934. Experimental studies in insect parasitism II. Superparasitism. Proc. R. Soc. (B) 114: 455-476.

Salt, G. 1961. Competition among insect parasitoids. Symp. Soc. Exp. Biol. 15: 96-119.

Salt. G. 1937. The sense used by *Trichogramma* to distinguish between parasitized and unparasitized hosts. Proc. R. Soc. (B) 122: 57-75.

Sandlan, K. P. 1979. Host-feeding and its effects on the physiology and behaviour of the ichneumonid parasitoid, *Coccygomimus turionellae*. Physiol. Entomol. 4: 383-392.

Soper, R. S., G. E. Shewell, and D. Tyrrel. 1976. *Calcondomyia auditrix* nov. sp., a parasite which is attracted by the mating song of its host, *Okanagana rimosa*. Can. Entomol. 108: 61-68.

Southwood, T. R. E., and H. N. Comins. 1976. A synoptic population model. J. Anim. Ecol. 45: 949-965.

Spradbery, J. P. 1970. Host finding by *Rhyssa persuasoria* (L.) an ichneumonid parasite of siricid wood wasps. Anim. Behav. 18: 103-114.

Stouthamer, R., R. F. Luck, and J. H. Werren. 1992. Genetics of sex determination and the improvement of biological control using parasitoids. Environ. Entomol. 21: 427-435.

Strand, M. R. 1986. The physiological interactions of parasitoids with their hosts and their influence on reproductive strategies. pp. 97-136. *in*: J. K. Waage, and D. J. Greathead, eds. Insect parasitoids. Academic Press, London.

Strand, M. R., and H. C. J. Godfray. 1989. Superparasitism and ovicide in parasitic Hymenoptera: a case study of the ectoparasitoid *Bracon hebetor*. Behav. Ecol. Sociobiol. 24: 421-432.

Streams, F. A., and R. W. Fuester. 1967. Biology and distribution of *Tetrastichus incertus*, a parasite of the alfalfa weevil. J. Econ. Entomol. 60: 1576-1579.

Sugimoto, T., T. Imoarai, and H. Tsuji. 1983. Oosorption in eulophid wasp, *Chrysocharis pentheus* Walker (Hymenoptera: Eulophidae). Appl. Entomol. Zool. 18: 287-289.

Suzuki, Y., H. Tsuji, and M. Sasakawa. 1984. Sex allocation and effects of

superparasitism on secondary sex ratios in the gregarious parasitoid, *Trichogramma chilonis* (hymenoptera: Trichogrammatidae). Anim. Behav. 32: 478-484.

Takada, H. 1983. Redescription and biological notes on *Protaphidius nawaii* (Ashmead) (Hymenoptera, Aphidiidae). Kontyu 51: 112-121.

Takada, H., and Y. Hashimoto. 1985. Association of the root aphid parasitoids *Aclitus sappaphis* and *Paralipsis eikoae* (Hymenoptera, Aphidiidae) with the aphid attending ants *Pheidole fervida* and *Lasius niger* (Hymenoptera, Formicidae). Kontyu 53: 150-160.

Thompson, D. J. 1975. Towards a predator-prey model incorporating age-structure: the effects of predator and prey size on the predation of *Daphnia magna* by *Ischnura elegans*. J. Anim. Ecol. 44: 907-916.

Vinson, S. B. 1972. Effect of the parasitoid, *Campoletis sonorensis*, on the growth of its host, *Heliothis virescens*. J. Insect Physiol. 18: 1509-1514.

Vinson, S. B., K. M. Edson, and D. B. Stoltz. 1979. Effect of a virus associated with the reproductive system of the parasitoid wasp, *Campoletis sonorensis*, on host weight gain. J. Invertebr. Pathol. 34: 133-137.

Vinson, S. B. 1976. Host selection by insect parasitoids. Ann. Rev. Entomol. 21: 109-133.

Vinson, S. B. 1984. How parasitoids locate their hosts: A case of insect espionage. pp. 325-348. *in*: T. Lewis, ed. Insect Communication. Academic Press, New York.

Waage, J. K. 1986. Family planning in parasitoids: adaptive patterns of progeny and sex allocation. pp. 63-95. *in*: J. K. Waage, and D. J. Greathead, eds. Insects Parasitoids. Academic, London.

Waage, J. K. 1990. Ecological theory and the selection of biological control agents. pp. 135-157. *in*: M. Mackauer, L. E. Ehler, and J. Roland, eds. Critical Issues in Biological Control. Intercept, Andover.

Waage, J. K., and N. J. Mills. 1992. Biological Control. pp. 412-430. *in*: M. J. Crawley, ed. Natural Enemies: The Population Biology of Predators, Parasites and Diseases. Blackwell, Oxford.

Waage, J. K., and M. P. Hassell. 1982. Parasitoids as biological control agents - a fundamental approach . Parasitology 84: 241-268.

Wang, S. S. 1994. Gerbera pests and their control under structure. Plant Prot. Soc. Roc. Spec. Publ. 2: 185-197. (In Chinese)

Wang, C. L., and F. C. Lin. 1988. A newly invaded insect pest *Liriomyza trifolii* (Diptera: Agromyzidae) in Taiwan. J. Agric. Res. China. 37: 453-457.

Werren, J. H. 1980. Sex ratio adaptations to local mate competition in a parasitic wasp. Science 208: 1157-1159.

Wylie, H. G. 1965. Discrimination between parasitized and unparasitized housefly pupae by females of *Nasonia vitripennis* (Walk.) (Hym.: Pteromalidae). Can. Entomol. 97:

279-286.

Wylie, H. G. 1962. An effect of host age on female longevity and fecundity in *Nasonia vitripennis* (Walk.) (Hymenoptera: Pteromalidae). Can. Entomol. 94: 990-993.

Zwolfer, H. 1971. The structure and effect of parasite complexes attacking phytophagous host insects. pp. 405-418. *in*: P. J. den Boer, and G. R. Gradwell, eds. Dynamics of Populations. Proceedings of the Advanced Study Institute on 'Dynamics of Numbers in Populations', Oosterbeck, 1970, Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen.

Zwolfer, H., M. A. Ghani, and V. P. Rao. 1976. Foreign exploration and importation of natural enemies. pp. 189-207. *in*: C. B. Huffaker, and P. S. Messenger, eds. Theory and Practice of Biological Control. Academic Press, Inc., New York.

The strategy of parasitoid in relation to its biocontrol efficacy

Ching-chin Chien

Department of Applied Zoology, Taiwan Agricultural Research Institute

ABSTRACT

Parasitoids have developed some parasitic and reproductive strategies after long term coevolution with their hosts. These strategies can be used to select effective parasitoids, to establish mass rearing and storage techniques, to reveal population dynamics with hosts, and to provide control-decision for biological control of insect pests. Study on parasitoid behavior has been therefore fortified to maximize the parasitoid potential for insect pests control.

The hosts have developed some counteractive strategies such as escaping from parasitoids discovery, encapsulating the eggs and larvae of parasitoids by haemolymphs, and protecting by symbiont-ants from parasitization during their coevolution with parasitoids. Meanwhile, in order to accomplish success in progeny reproduction, the parasitoids have developed some strategies to overcome such defensive measures. These include approaching the host by modifying morphology or odor, suppressing the development and immunity response of host by way of host instar preferrence, host development regulation, host anti-encapsulation, and parasitoid development and self-regulated oviposition. The searching strategies include the process of searching, functional responses, patch time allocation. The oviposition strategies include laying

abundant small eggs, high female rate, arrhenotoky, pro-ovigenic or syn-ovigenic, idiobiont or koinobiont, intra-specific or inter-specific competition, and hyperparasitism. The reproductive strategies include mating, feeding, oosorption, oviposition regulation and dispersion.

Key words: parasitic strategies, reproductive strategies, parasitoid, biological control